

CARACTERIZACION ULTRAESTRUCTURAL DEL EPITELIO BRANQUIAL DE *TAPES DECUSSATUS*, L. (MOLLUSCA, BIVALVIA)

ULTRAESTRUCTURAL CHARACTERIZATION OF THE GILL EPITHELIUM OF *TAPES DECUSSATUS*, L. (MOLLUSCA, BIVALVIA)

DURFORT, M.; AMOR, M.J.; BOZZO, M.G.; FERRER, J.; GARCIA VALERO, J.;
POQUET, M.; RIBES, E.; SAGRISTA, E. (*)

RESUMEN

Como es habitual en los moluscos acuáticos, las láminas branquiales principales están formadas por dos tipos celulares prismáticos. Las células mayoritarias son las vibrátiles, mientras que las minoritarias corresponden a las células glandulares o mucocitos, las cuales también poseen cilios, pero en menor cuantía.

Las células vibrátiles o ciliadas son las que predominan en la parte apical de las láminas branquiales y coexisten con las de tipo secretor en las partes laterales y basales de dichas láminas branquiales.

Ambos tipos celulares se apoyan sobre una lámina basal muy desarrollada de textura granulofibrosa que alcanza un notable desarrollo y forma el eje central de la lámina branquial principal.

ABSTRACT

In aquatic molluscs, the gill laminae are formed by two cell types: vibratile cells (the most common) and gland cells or mucocytes (not so widely distributed).

Vibratile cells are the most common ones formed in the apical portions of the gill laminae. In the lateral and basal portions vibratile cells coexistent with gland cells.

Both vibratile and gland cells lie on a well developed basal lamina which shows a granular or fibrillar appearance. This basal constitutes the core of the branchial lamina.

Palabras clave: Branquia, *Tapes decussatus*, Células vibrátiles, Raíces ciliares, Mitocondrias, Mucocitos, Granos de secreción.
Key words: Gill epithelium, *Tapes decussatus*, Vibratile cells, Ciliary roots, Mitochondria, Mucocytes, Secretion granules.

INTRODUCCION

Las branquias o ctenidios, órganos de diversa complejidad atendiendo al nivel de la escala filogenética que ocupa la especie en estudio, desempeñan como función primordial el intercambio gaseoso, a la vez que en los peces se ha constatado que intervienen en la osmorregulación extrarrenal. La mayoría de los trabajos anatómicos y ultraestructurales sobre bran-

quias se han llevado a cabo en diferentes especies de teleósteos: Sardet *et al.* (1979), Laurent *et al.* (1978), Crespo *et al.* (1981), Crespo (1982), Leino *et al.* (1987), entre otros.

Entre los invertebrados cabe destacar por su número, las observaciones efectuadas en crustáceos inferiores, cuyas branquias presentan frecuentemente adaptaciones interesantes a la salinidad de las aguas en que se encuentran las especies en estudio, entre otros cabe recordar

(*) Unitat de Biologia Cel·lular. Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal, 645, 08028 BARCELONA, Spain.

los trabajos de Schoffeniels y Gilles (1970), Sohal y Copeland (1966), Kikuchi (1977, 1982, 1983, 1984a y 1984b), Wichard y Komnick (1973). Hay también algunos trabajos sobre la incidencia de la salinidad en la osmorregulación de las branquias externas de larvas acuáticas de diversas especies de insectos (Kapoor, 1978), así como en las branquias de crustáceos decápodos (Filshie y Smith, 1980; Finol y Croghan, 1983).

El estudio histológico de las branquias de moluscos adquiere gran interés a raíz del programa diseñado por Goldberg en 1975 (Durfort, 1978), en torno al mejillón como organismo indicador de la calidad de las aguas, a pesar de ser una especie que tolera grandes cantidades de contaminantes, el Mussel Watch, que implica el estudio de los datos obtenidos en 107 estaciones costeras situadas del este al oeste de los Estados Unidos de América y cuyos primeros resultados se publican en 1978 (Goldberg *et al.*, 1978; Goldberg, 1980).

Del estudio del mejillón a nivel fisiológico y ultraestructural han derivado una serie de trabajos de alto interés, entre los que cabe destacar el de Simkiss *et al.* (1982), los de Sunila (1981, 1986 y 1988) sobre los efectos de diferentes contaminantes y tóxicos orgánicos sobre las células sanguíneas, el epitelio vibrátil de las branquias y el borde del manto del mejillón, en diversas condiciones experimentales.

Cabe subrayar que se disponen ya de bastantes datos sobre las reacciones ultraestructurales y fisiológicas de los bivalvos debidas a la acción del parasitismo (Farley y Durfort, 1986; Farley, 1986).

Más recientemente, al interés de los efectos de los metales pesados sobre la actividad branquial de los moluscos se ha sumado el interés de los ctenidios como un biotopo en el que se han encontrado bacterias endosimbiontes quimioautótrofas que en determinados tipos celulares (bacteriocitos) de moluscos pectínidos hallados en zonas termales abisales, procedentes de las campañas Biocyarise (1984) y Hydronaut (1987) ya se han publicado los primeros datos: Bouvy *et al.* (1986); Fiala-Medioni *et al.* (1986); Le Pennec *et al.* (1987, 1988).

Si bien en las láminas branquiales de los peces suelen diferenciarse dos tipos celulares, éstos no coinciden exactamente con los descritos en los moluscos, aunque el modelo mayoritario sea el mismo: las células vibrátiles. El tipo celular minoritario, en ambos casos, es diferente, en los peces son los ionocitos o células a cloruros, modelo celular altamente interesante desde un punto de vista fisiológico y ultraestructural que se caracteriza por el elevado desarrollo que adopta el condrioma y la particular morfología que presenta el retículo endoplasmático liso, el cual forma una estructura tubular laberíntica que abarca gran parte del volumen celular (Kikuchi, 1977; Laurent y Dunel, 1978; Peek y Youson, 1979; Philpott, 1980, entre otros, describen las particularidades ultraestructurales de este tipo celular).

Ocasionalmente se han descrito en los peces células similares a los ionocitos, pero ubicadas en el epitelio tegumentario (Schwerdtfeger y Bereiterhan, 1978).

En las ascidias, procordados, se han descrito también dos modalidades celulares, las células vibrátiles, mayoritarias, y las células parietales, éstas últimas carecen totalmente de cilios (Martinucci *et al.*, 1987).

Finalmente, cabe señalar que en los peces, al igual que en los moluscos, determinados autores consideran dos tipos de láminas branquiales, así Laurent y Dunel (1978) en peces, diferencian el epitelio que está en contacto directo con el compartimiento venoso, formado principalmente por ionocitos y un segundo modelo de epitelio, el que está en contacto con el compartimiento arterial, formado principalmente por células vibrátiles.

Pickering y Morris (1977) en *Lampetra fluviatilis* aprecian un dimorfismo sexual a nivel de filamentos branquiales, hecho no comprobado en otras especies estudiadas por otros autores.

En branquias de moluscos se distinguen habitualmente láminas branquiales principales y secundarias, atendiendo a su ubicación, y están, en principio, formadas por los mismos tipos celulares.

Cada lámina branquial de molusco bivalvo suele diferenciarse anatómicamente en una región frontal o apical, dos caras laterales y una

zona abfrontal o basal. Atendiendo a la topografía hay variaciones numéricas de los dos tipos celulares descritos a nivel de las láminas branquiales.

En *Tapes decussatus* existen diferencias ultraestructurales notorias a nivel de los dos tipos celulares predominantes que componen la zona apical y lateral de las láminas branquiales principales.

En el presente trabajo destacaremos las diferencias ultraestructurales más acusadas entre las células vibrátiles y las células glandulares o mucocitos, que son, así mismo, ciliadas.

MATERIAL Y METODOS

Se han procesado, para su estudio al microscopio fotónico y electrónico ejemplares de *Tapes decussatus* cuyas dimensiones oscilaban de 8 a 20 mm, procedentes de Cantabria y recolectados durante los meses de febrero, abril, junio y octubre. El número de ejemplares estudiados por término medio ha sido de doce por lote.

Una prefijación con glutaraldehído-paraformaldehído al 2.5% tamponado en cacodilato sódico, durante 2 horas a 4°C ha sido seguida de un lavado de 30 minutos en tampón cacodilato y, posteriormente, se ha procedido a una postfijación con tetraóxido de osmio al 2%, igualmente tamponado en cacodilato sódico, durante 2 horas a 4°C. Tras una cuidadosa deshidratación con una serie ascendente de acetonas, se han lavado las muestras con óxido de propileno, agente intermediario de la resina utilizada habitualmente para la inclusión. Se ha trabajado indistintamente con resinas Spurr y Araldita para la inclusión de las branquias de almeja. Los cortes semifinos se han teñido, sin necesidad de eliminar el plástico, con azul de metileno-bórax al 1% o con azul de toluidina al 1%.

Las secciones ultrafinas, recogidas con rejillas de cobre o de oro, se han sometido a un doble contrastado rutinario. Tras cinco minutos de tratamiento con acetato de uranilo, se han lavado los cortes y se han sometido durante diez minutos a la acción del citrato de plomo, preparado según la técnica propuesta por Reynolds (1963).

Las observaciones se han llevado a cabo con microscopios electrónicos de transmisión Philips 200, Philips 301 e Hitachi MT800 del Servicio de Microscopía Electrónica de la Universidad de Barcelona.

RESULTADOS

Células ciliadas

Las células ciliadas o vibrátiles son los componentes mayoritarios de las láminas branquiales principales de la almeja. Se trata de células prismáticas que tapizan gran parte de la zona apical o frontal de la lámina branquial, así como las caras laterales. Tienen de 50 a 70 μm de altura por 15 a 20 μm de diámetro y en su parte apical presentan contactos de tipo adhaerens y complejas interdigitaciones en las partes más profundas de las membranas laterales.

El núcleo, en posición basal, posee un patrón de distribución de cromatina bastante laxo, en el que destacan, moderadamente, dos o tres nucléolos poco patentes y una lámina nuclear bien desarrollada que permite apreciar con nitidez los abundantes poros de la envoltura nuclear.

El retículo endoplasmático rugoso está poco desarrollado y queda frecuentemente enmascarado por una importante fracción granular formada por agregados de partículas de β glucógeno que dad su elevada electrodensidad confiere a las células vibrátiles un aspecto "oscuro" que en ocasiones dificulta la correcta visualización fotográfica de los restantes orgánulos citoplasmáticos.

El condrioma es el compartimiento citoplasmático más desarrollado. Las mitocondrias son de tipo alargado (condrioconte), tienen de 2 a 5 μm de longitud por 0.5 a 2 μm de diámetro medio, poseen una matriz moderadamente electrodensa que permite apreciar un buen número de crestas mitocondriales de longitud variable. Las mitocondrias de la zona apical de estas células suelen disponerse perpendicularmente al plasmalema.

El rasgo más peculiar de las mitocondrias de este tipo celular es la topografía que adoptan,

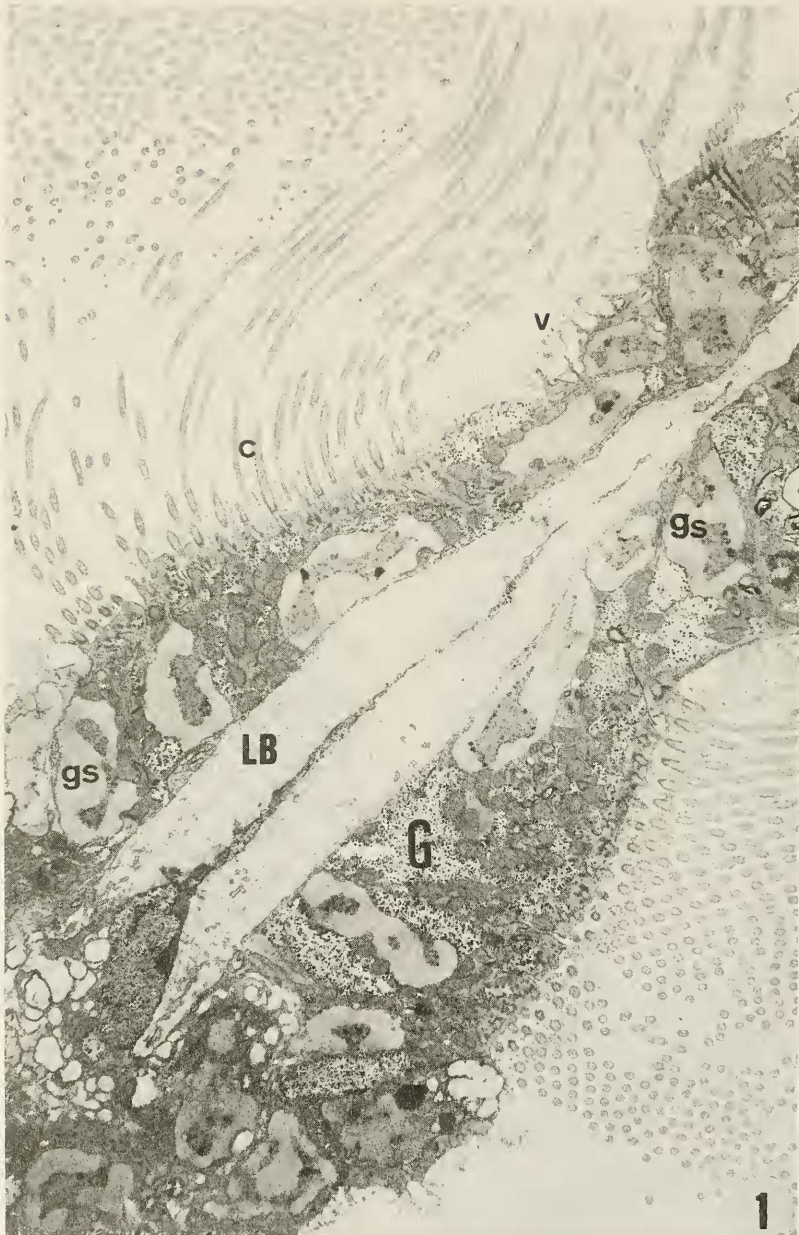


Fig. 1. Lámina branquial principal de *Tapes decussatus* a nivel de las caras laterales. Las células predominantes de esta zona son los *mucocitos* que presentan cilios (c) y microvillis (v) en su polo apical. Los granos de secreción (gs) son muy abundantes en este estadio, así como los agregados de partículas de β -glucógeno (G). Los mucocitos se apoyan sobre una lámina basal (LB) bien desarrollada y de textura fibrosa. (15000x).

ya que se hallan preferentemente ubicadas en el polo apical, entre las raíces ciliares que discurren entre ellas y en ocasiones llegan a establecer contactos íntimos, aunque nunca hemos observado fusiones. El eje mayor de las mitocondrias se halla dispuesto perpendicularmente al plasmalema apical de la célula (Fig.2).

Su disposición recuerda la hallada por Martinucci et al. (1987), en las branquias de las ascidias. En ocasiones las mitocondrias es-

tán adheridas entre sí, aunque nunca pierden su individualidad.

Entre las mitocondrias de las zonas más basales de las células vibrátiles suelen hallarse inclusiones lipídicas, pero siempre externas a las mismas, a la vez que destacan importantes cantidades de β glucógeno.

Los cilios que tipifican este modelo celular emergen perpendicularmente cada 2 o 3 μ m del polo apical, tienen de 15 a 25 μ m de longi-

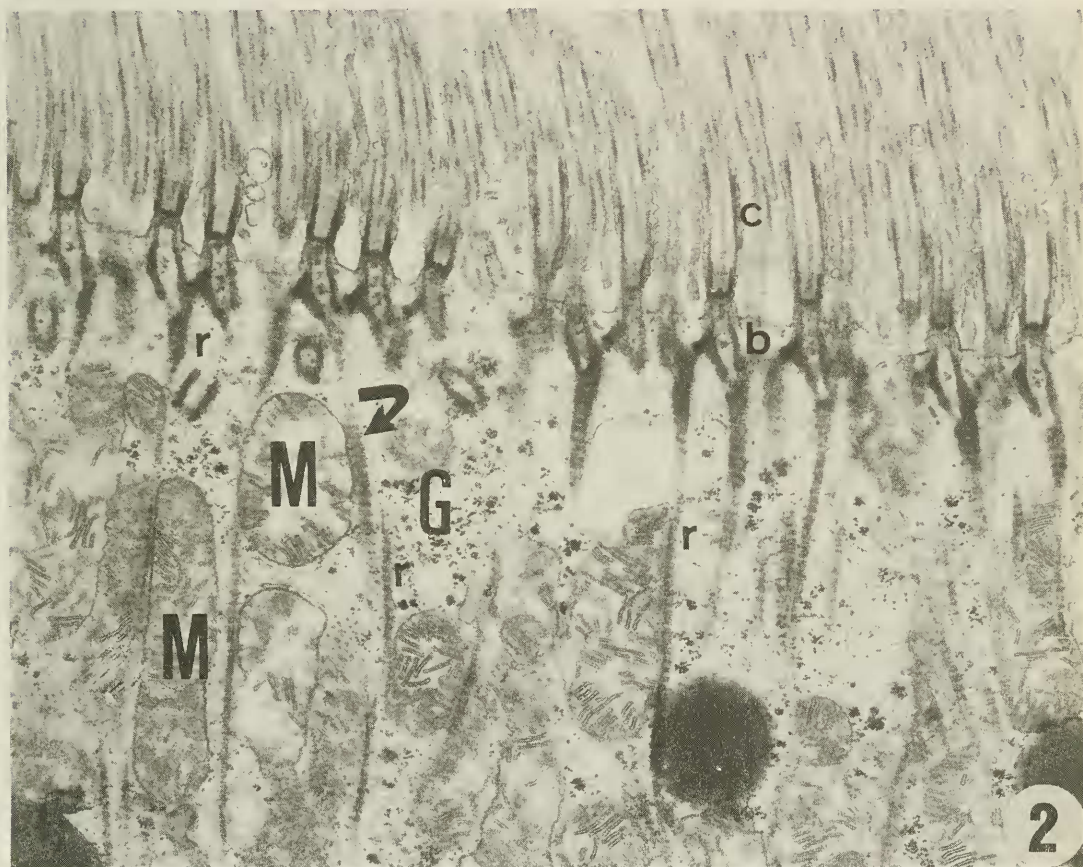


Fig. 2. Detalle de la parte apical de las células ciliadas del epitelio branquial de la almeja. Obsérvese la relación topográfica (▲) existente entre las bien desarrolladas raíces ciliares estriadas (r) y las mitocondrias (m), así como la disposición perpendicular de las mismas con respecto al plasmalema de la cara apical de la célula. (b): corpúsculo basal; (G): β -glucógeno. (26000x).

tud y su diámetro oscila de 1.5 a 2 μm . Como es habitual emergen de sus correspondientes corpúsculos basales. El plasmalema se revela generalmente sinuoso en la parte emergida de las expansiones ciliares. La fórmula axonemática es la habitual en los cilios de los metazoos, es decir, de nueve dobletes de microtúbulos periféricos rodeando un par de microtúbulos centrales (Fig.3).

Como es habitual, del corpúsculo basal arrancan, en este caso, esbeltas raíces ciliares, ligeramente divergentes, que llegan a alcanzar unos 10 μm de longitud y su recorrido presenta la particularidad de adoptar un marcado paralelismo con las mitocondrias que ya hemos indicado que son muy abundantes en esta zona, estableciéndose entre ambos tipos de estructuras contactos topográficos bien patentes (Fig.2).

La zona basal de la parte libre de los cilios surca una sorprendentemente bien desarrollada matriz extracelular de mediana electrodensidad y con una típica textura fibrosa, que alcanza unas 5 μm de grosor.

Entre los cilios emergen algunos esbeltos microvillis de contorno ligeramente sinuoso, llegando en ocasiones a ser arrosariados. Algunos microvillis se bifurcan y trifurcan, en todos los casos atraviesan la matriz extracelular en todo su espesor. Cabe destacar que existe una cierta periodicidad en la distribución de los cilios y los microvillis, en el sentido que entre cada dos cilios suelen haber de uno a tres microvillis de unas 3 μm de longitud por término medio.

La relación cilios-microvillis es una de las características diferenciales de las células vibrátiles de la parte frontal de las láminas bran-

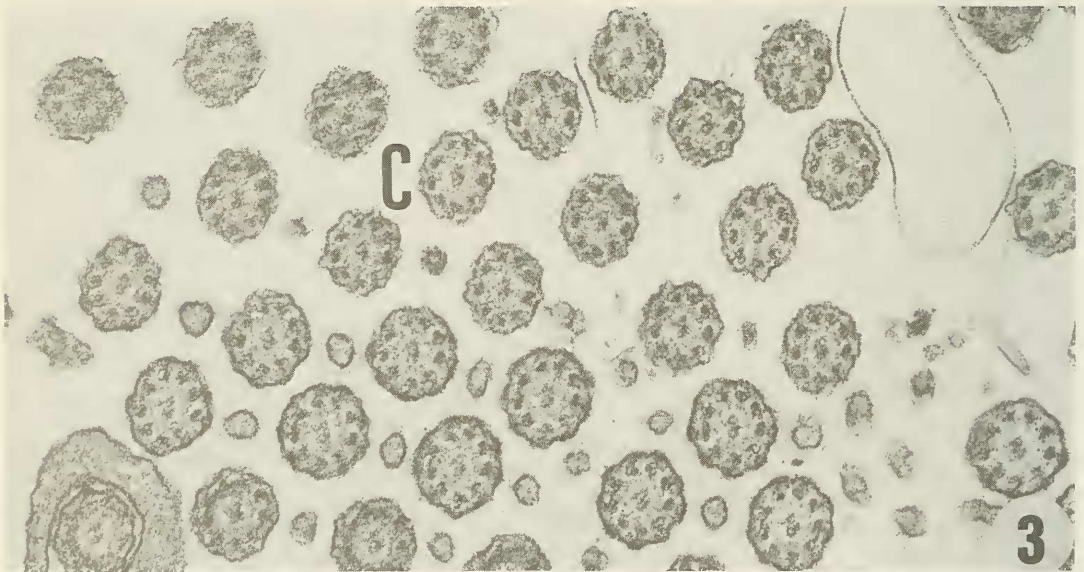


Fig. 3. Corte transversal a nivel del polo apical de las células ciliadas del epitelio branquial. Obsérvese la típica disposición de los microtúbulos axonemáticos. (33000x).



Fig. 4. Corte transversal del epitelio branquial a nivel de los mucocitos. Las flechas señalan los complejos de unión que hay entre células adyacentes. (gs): gránulos de secreción; (m): mitocondrias; (v): microvillis; (c): cilios; (LB): lámina basal. (23000x).

quiales de la almeja, con respecto a las células vibrátiles de las zonas más basales (Fig.1).

Mucocitos

Los rasgos diferenciales de las células predominantes de las caras laterales y basal de las láminas branquiales de la almeja son, ante todo, su morfología celular, en estas zonas de la branquia son troncocónicas, su altura máxima es de unas 20 μm , poseen muchos menos cilios, con raíces ciliares sensiblemente más cortas y menos bifurcadas y un mayor número de microvillis, siendo éstos mucho más esbeltos que los que hallamos en las células vibrátiles de la zona frontal y muy frecuentemente presentan bifurcaciones o trifurcaciones (Figs. 1, 4 y 5).

En ocasiones los microvillis presentan aspecto arrosariado y generalmente su parte apical se ve coronada por un patente "fuzz". El aspecto general del polo apical de los mucocitos recuerda una chapa intestinal.

El condrioma también presenta notables cambios morfológicos y topográficos. Las mitocondrias son ligeramente esféricas u ovaladas, de 0.5 a 1.5 μm de diámetro medio. Siendo su matriz ligeramente electrodensa, las crestas mitocondriales son muy visibles. Se hallan tanto en el polo basal como en el apical de la célula glandular, difícilmente hemos apreciado imágenes de contactos entre mitocondrias y raíces ciliares, como los observados en las células de tipo vibrátil.

El otro rasgo diferencial de los mucocitos es la presencia de numerosos y laxos granos de secreción de 2 a 10 μm de diámetro medio, de forma muy irregular, dado que resultan de la fusión de gránulos preexistentes de matriz alveolar muy laxa y procedentes del complejo de Golgi (Figs. 4 y 6). La textura del material que compone la matriz del gránulo de secreción termina siendo fibrosa, habiendo en los mismos zonas de mayor compactación. En todas las etapas de maduración de los gránulos de secreción, éstos se hallan rodeados por una membrana de tipo unitario.

Cantidades mucho más importantes de roseatas de β glucógeno se hallan entre las mitocondrias, así como entre las raíces ciliares, por lo

que la electrodensidad media de los mucocitos suele ser muy superior a la de las células vibrátiles. Por lo que si adoptásemos la nomenclatura propuesta por algunos autores podríamos hablar de células oscuras al hacer referencia a los mucocitos y de células claras cuando mencionásemos las células vibrátiles.

DISCUSION

Los tipos celulares hallados en las láminas branquiales principales de *Tapes decussatus* corresponden a los descritos en otras especies de bivalvos (Le Pennec *et al.*, 1987, 1988).

Uno de los rasgos ultraestructurales más destacables de los hallados en las células mayoritarias, es decir, en las células vibrátiles, es sin duda la asociación topográfica de las mitocondrias y las raíces ciliares, asociación que ha sido descrita en algunas especies de ciliados. Dicha asociación debe responder a los requerimientos energéticos de esta zona, para el correcto batido y sincronismo del movimiento vibrátil de dichas células.

A nivel bibliográfico hemos hallado interesantes asociaciones topográficas entre mitocondrias y desmosomas a nivel de diversos epitelios humanos (González Santander *et al.*, 1987; Freddo, 1988), así como asociaciones igualmente topográficas entre las mitocondrias y los microvillis de las branquias de *Uca* (Finol y Croghan, 1983) o en los ctenidios de *Daphnia* (Kikuchi, 1984).

Queda pendiente comprobar las posibles alteraciones de las mitocondrias y las raíces ciliares en ejemplares sometidos a algún tipo de stress fisiológico provocado por posibles contaminantes. En este sentido Kapoor (1978) halla anomalías interesantes a nivel de las mitocondrias, muy numerosas, de la zona basal de las células branquiales de los ctenidios externos de las larvas acuáticas de determinadas especies de insectos.

La riqueza de microvillis presentes en las células glandulares hacen pensar que a parte de la función secretora tienen un importante papel en procesos de absorción. El desarrollo de la matriz extracelular hallada en *Tapes decussatus* recuerda hasta cierto punto el que



Fig. 5. Detalle del polo apical de un mucocito. Obsérvese el desarrollo numérico de los microvillis (v) que emergen de una bien constituida matriz extracelular; este aspecto es similar al de la ultraestructura de los enterocitos. (gs): gránulos de secreción. (26000x).



Fig. 6. Granos de secreción (gs) invaden la casi totalidad de las células glandulares del epitelio branquial de la almeja. (m): mitocondria; (G): glucógeno; (LB): lámina basal. (38000x).

presentan los mucocitos descritos en pectínicos hallados en zonas abisales (Le Pennec *et al.*, 1988). La configuración global del epitelio branquial de la almeja se asemeja bastante a la disposición que adoptan los microvillios del epitelio valvar de los gloquidios de *Anodonta cygnaea* que juegan un importante papel trófico (Durfort, 1985).

En los ejemplares de *Tapes decussatus* estudiados hasta el momento no hemos hallado bacteriocitos ni ciliados, por lo que debe suponerse, en general, que no tienen problemas tróficos ni respiratorios en las aguas en que habitualmente habitan, a diferencia de las adaptaciones estructurales que deben adoptar las branquias de los bivalvos propios de aguas termales profundas (Fiala-Medioni, 1988). Tampoco hemos hallado, de forma habitual, bacterias epibiontes a nivel de las láminas branquiales como las descritas por Bouvy *et al.* (1986).

BIBLIOGRAFIA

- BOUVY, M.; CAHET, G.; DE BILLY, F.; SOYER, J.; SOYER-GOBILLARD, M.O.; THIRIOT-QUIEVREUX, C. 1986. Sur la présence de bactéries dans la branchie d'un mollusque bivalve littoral *Spisula subtruncata* (Da Costa) (Mactridae). *C.R.Acad.Sci.Paris*, 303 (III) 7: 257-262.
- CRESPO, S. 1982. Surface morphology of dogfish (*Scyliorhinus canicula*) gill epithelium and surface morphological changes following treatment with zinc sulphate: a scanning electron microscope study. *Marine Biology*, 67: 159-166.
- CRESPO, S.; SORIANO, E.; SAMPERA, C.; BALASCH, J. 1981. Zinc and copper distribution in excretory organs of the dogfish *Scyliorhinus canicula* and chloride cell response following treatment with zinc sulphate. *Marine Biology*, 65: 117-123.
- DURFORT, M. 1978. Los mejillones y la contaminación. *Investigación y Ciencia*, 27: 40-42.
- DURFORT, M. 1985. Ultraestructura del manto larvario de *Anodonta cygnaea*. *L. Iberus*, 5: 43-52.
- FARLEY, C.A.; DURFORT, M. 1986. Parasites and diseases of marine bivalves. In *Marine Bivalve Pathology*, pp. 9-13. Maryland Sea Grant Publication. University of Maryland.
- FARLEY, C.A. 1986. Lethal diseases of North American Bivalve Molluscs. In *Marine Bivalve Pathology*, pp. 14-19. Maryland Sea Grant Publication. University of Maryland.
- FIALA-MEDIONI, A.; METIVIER, C.; HERRY, A.; LE PENNEC, M. 1986. Ultrastructure of the gill of the hydrothermal-vent mytilid *Bathymodiolus sp.* *Marine Biology*, 92: 65-72.
- FIALA-MEDIONI, A. 1988. Synthèse sur les adaptations structurales liées à la nutrition des mollusques bivalves des sources hydrothermales profondes. *Oceanologica Acta*. Vol. sp. 8: 173-179.
- FILSHIE, B.K.; SMITH, D.S. 1980. A proposed solution to a fine-structural puzzle: the organization of gill cuticle in a crayfish (*Panulirus*). *Tissue y Cell* 12 (1): 209-226.
- FINOL, H.J.; CROGHAN, P.C. 1983. Ultrastructure of the branchial epithelium of an amphibious brackish-water crab. *Tissue y Cell*, 15(1): 63-75.
- FREDDO, T.F. 1988. Mitochondria attached to desmosomes in the ciliary epithelia of human, monkey and rabbit eyes. *Cell Tiss. Res.*, 251: 671-675.
- GOLDBERG, E.D. 1980. The International Mussel Watch: Report of a work-shop Sponsored by the Environmental Studies Board, Commission on Natural Resources. *National Research Council*. Washington D.C.
- GOLDBERG, E.D.; BOWEN, V.T.; FARRINGTON, J.W.; HARVEY, G.; MARTIN, J.H.; PARKER, P.L.; RISEBROUGH, R.T.; ROBERTSON, W.; SCHNEIDER, E.; GAMBLE, E. 1978. The Mussel Watch. *Environmental Conservation*, 5(2): 101-125.
- GONZALEZ SANTANDER, R.; MARTINEZ CUADRADO, G.; RUBIO SAEZ, M. 1987. High energy adhering junctional complexes or with mitochondrial coupling. *Histol. Histopath.*, 2: 153-161.
- KAPOOR, N.K. 1978. Effect of salinity of the osmoregulatory cells in the tracheal gills of the stonefly nymph *Paragnetina media* (Plecoptera: Perlidae). *Can. J. Zool.* 56: 2608-2613.
- KIKUCHI, S. 1977. Mitochondria-rich (chloride) cells in the gill epithelia from four species of stenohaline fresh water teleosts. *Cell Tiss. Res.*, 180: 87-98.
- KIKUCHI, S. 1982. A unique cell membrane with a lining of repeating subunits on the cytoplasmic side of presumably ion-transporting cells in the gill epithelium of *Daphnia magna* (Crustacea: Cladocera). *J. Submicrosc. Cytol.*, 14(4): 711-715.
- KIKUCHI, S. 1983. The fine structure of the gill epithelium of a fresh water flea, *Daphnia magna* (Crustacea: Phyllopoda) and changes associated with acclimation to various salinities. *Cell Tiss. Res.*, 229: 253-268.
- KIKUCHI, S. 1984a. Giant mitochondria with crystalline matrices in the ion-transporting cells of the gill epithelium of *Daphnia magna* acclimated to the hypertonic environments. *J. Submicrosc. Cytol.*, 16(3): 503-510.
- KIKUCHI, S. 1984b. Fine structural changes in the gill epithelium of a crustacean, *Daphnia magna*, associated with acclimation to various salinities. *Conference Proceedings 3rd Asia Pacific Conference on Electron Microscopy*, pp. 388-389. Singapore.
- LAURENT, P.; DUNEL, S. 1978. Relations anatomiques des ionocytes (cellules à chlorure) avec le compartiment veineux branchial: définition de deux types d'épithelium de la branchie des poissons. *C.R.Acad.Sci. Paris*, 286: 1447-1450.

- LE PENNEC, M.; HERRY, A.; DIOURIS, M.; MORAGA, D.; DONVAL, A. 1987. Chemoautotrophie bacterienne chez le mollusque bivalve littoral *Lucinella divaricata* (Linné). *C.R.Acad.Sci. Paris*, 305(III): 1-5.
- LE PENNEC, M.; HERRY, A.; LUTZ, R.; FIALA-MEDIONI, A. 1988. Premières observations ultrastructurales de la branchie d'un bivalve pectinidae hydrothermal profond. *C.R.Acad.Sci. Paris*, 307(III): 627-633.
- LEINO, R.L.; McCORMICK, J.H.; JENSEN, K.M. 1987. Changes in gill histology of fathead minnows an yellow perch transferred to soft water or acidified soft water with particular reference to chloride cells. *Cell Tiss. Res.*, 250: 389-399.
- MARTINUCCI, G.B.; DALLAI, R.; BURIGHEL, P. 1987. A comparative study of ciliary differentiations in the branchial stigmata of ascidians. *Tissue y Cell*, 19(2): 251-253.
- PEEK, W.D.; YOUSON, J.H. 1979. Ultrastructure de chloride cells in young adults of the Anadromus Sea lamprey, *Petromyzon marinus*, L. in fresh water. *J.Morph.*, 160(2): 143-163.
- PHILPOTT, C.W. 1980. Tubular system membranes of teleost chloride cells: osmotic response and transport sites. *Am.J.Physiol.*, 238: R171-R184.
- PICKERING, A.D.; MORRIS, R. 1977. Sexual dimorphism in the gills of the spawning river lamprey, *Lampetra fluviatilis*, L. *Cell Tiss. Res.*, 180: 1-10.
- SARDET, Ch.; PISAM, M.; MAETZ, J. 1979. The surface epithelium of teleostean fish gills. Cellular and junctional adaptations of the chloride cell in relation to salt adaptation. *J. Cell Biol.*, 80: 96-117.
- SCHOFFENIELS, E.; GILLES, R. 1970. Osmoregulation in aquatic arthropods. In: *Chemical Zoological*, 5A pp. 255-286. M. Florin y B.T. Scheer eds. Academic Press, New York.
- SCHWERTFEGER, W.K.; BEREITER-HAHN, J. 1978. Transient occurrence of chloride cells in the abdominal epidermis of the guppy, *Poecilia reticulata* Peters, adapted to sea water. *Cell Tiss. Res.*, 191: 463-471.
- SIMKISS, K.; TAYLOR, M.; MASON, A.Z. 1982. Metal detoxication and bioaccumulation in molluscs. *Mar. Biol. Lett.*, 3: 129-134.
- SUNILA, I. 1981. Toxicity of copper and cadmium to *Mytilus edulis*, L. (Bivalvia) in brackish water. *Ann. Zool. Fenn.*, 18: 219-223.
- SUNILA, I. 1986. Chronic histopathological effects of short-term copper and cadmium exposure on the gill of the mussel, *Mytilus edulis*. *J. Invertebr. Pathol.*, 47: 125-142.
- SUNILA, I. 1988. Acute histological responses of the gill of the mussel, *Mytilus edulis*, to exposure by environmental pollutants. *J. Invertebr. Pathol.*, 52: 137-141.